Труды Зоологического института РАН
Том 312, № 1/2, 2008, с. 135–144



УДК 577.475(268.46)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЛАНКТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ ПРИЛИВНЫХ ГУБ БЕЛОГО МОРЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ ГИДРОДИНАМИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

DISTRIBUTION OF PLANKTONIC ORGANISMS OF TIDAL BAYS OF THE WHITE SEA UNDER THE INFLUENCE OF HYDRODYNAMICAL CONDITIONS

И.М. Примаков

I.M. Primakov

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 С.- Петербург, Россия; e-mail: wsbs@online.ru

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia; e-mail: wsbs@online.ru

РЕЗЮМЕ

Несмотря на то, что Белое море – одна из наиболее изученных акваторий в России, количество исследований, посвященных распределению планктонной фауны мелкомасштабных эстуарных акваторий, гидрологический режим которых имеет выраженную приливную составляющую, невелико. Это связано с недостаточной изученностью гидродинамического режима этих районов. В работе приведена гидродинамическая модель губ Чупа, Кереть и Никольская Кандалакшского залива Белого моря, полученная с помощью программы “CARDINAL” (Coastal Area Dynamics Investigation Algorithm). Показано, что планктонные организмы, живущие на одной и той же акватории в одинаковых гидродинамических условиях, могут иметь различные стратегии, направленные либо на вынос в открытые районы моря, либо на сохранение своего ареала обитания.

Ключевые слова: Белое море, зоопланктон, распределение, жизненные циклы

ABSTRACT

The White Sea is one of the most explored water areas in Russia. However, the number of works, devoted to the planktonic fauna distribution of the tidal water areas, is limited, which is explained by the lack of hydrodynamical regime researches of these areas. In the article, the results of the computer simulation of hydrodynamical processes in the Chupa, Keret and Nikolskaya inlets of the White Sea are presented. The simulations were performed with the computer program “CARDINAL” (Coastal Area Dynamics Investigation Algorithm). It is shown that planktonic organisms living in the same water areas under the identical hydrodynamical conditions have various strategies directed either to removal to the open areas of the sea, or to the natural habitat preservation.

Key words: White Sea, zooplankton, distribution, life cycles

ВВЕДЕНИЕ

Наличие вертикальных миграций у планктонных животных является общепризнанным фактом. Однако единой гипотезы, способной объяснить это явление, до сих пор нет. Одними из возможных объяснений миграций планктона являются теории сохранения и расширения ареала. На значение вертикальных миграций в расширении ареалов планктонных животных обращали внимание многие исследователи (Fraser 1936; Ommaney 1936; Mackintosh 1937; Богоров 1948; Sewell 1948). Харди (Hardy 1953) прямо писал, что “миграция – это специальная адаптация парящих

животных для распространения в пространстве, выработанная в процессе эволюции и стимулируемая светом". С другой стороны, попеременное пребывание на разных глубинах, в водах, имеющих разное направление дрейфа, не только способствует расширению ареалов, но в ряде случаев обеспечивает их сохранение, задерживая часть популяции в пределах благоприятного района. Классическим примером такого явления стало распределение планктона в антарктических водах, впервые рассмотренное Харди и Гунтером (Hardy and Gunther 1935). Грайндли (Grindley 1964) обнаружил особый характер миграций у эстуарного планктона, обеспечивающий сохранение популяций в пределах эстуария. Начиная с конца 80-х годов, появился целый ряд работ, посвященных вертикальным миграциям, как основному способу регулирования горизонтальной позиции морским планктоном в приливных губах (Kimmerer and McKinnon 1987; Kimmerer et al. 1998; Hill 1991, 1995, 1998).

Целью данной работы явился анализ изменений в распределении зоопланктонных организмов приливных губ на фоне гидродинамических процессов. Для достижения поставленной цели, были выделены следующие задачи:

1) исследование микрослоистости в распределении зоопланктона приливных губ;

2) анализ влияния приливно-отливных течений на распределение и перемещение зоопланктонных организмов;

3) изучение гидродинамического режима ряда приливных губ Карельского берега Кандалакшского залива Белого моря и построение гидродинамической модели данных акваторий;

4) анализ модельного переноса примеси по изучаемым акваториям и сравнение с натурными данными по распределению личинок мидий и сельди.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Очевидно, что в распределении зоопланктона чрезвычайно важную роль играют гидрологический и гидродинамический режимы акваторий, без изучения которых оказывается невозможным правильное понимание закономерностей пространственной организации зоопланктонного сообщества. Для выяснения влияния этих факторов на качественный и количественный состав зоопланктона в 1999 и 2000 гг. на акваториях губ Никольская и Кереть было проведено несколько комплексных суточных съемок, включавших сбор зоопланктона с параллельным измерением гидрологических и гидродинамических параметров. Зоопланктон собирался замыкающейся сетью Джеди с газом № 63 (размер ячеи 80 мкм) и диаметром входного отверстия 36 см. Дискретность наблюдений составляла около 3-х часов, время пробоотбора определялось в соответствии с приливно-отливным циклом. Океанологические работы были выполнены студентами и сотрудниками кафедры океанологии географического факультета Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ) под руководством к.г.н. И.Л. Башмачникова. Всего на изучаемых акваториях было собрано 48 сетных проб и снято около трехсот океанологических показаний (Башмачников и Примаков 2000; Башмачников и др. 2001; Примаков 2002). Помимо материалов суточных съемок, используемых в дальнейшем для верификации гидродинамической модели, для анализа сезонных изменений зоопланктона в работе были использованы данные, полученные в глубоководном районе Кандалакшского залива (ст. VIII, глубина около 200 м) и в устьевой части губы Чупа (ст. Д-1, глубина 65 м). Батиметрическая карта исследованных районов приведена на Рис. 1.

Более детальная оценка влияния приливно-отливных течений на микрораспределение зоопланктона проводилась в июле-августе 2005 года в Керетской губе. Из-за того, что средняя продолжительность приливно-отливного цикла в исследуемом районе составляет 12 часов 20 минут, происходит постепенное смещение времени наступления полных и малых вод. Приблизительно за неделю цикл смещается таким образом, что время наступления полной воды становится временем наступления малой воды и наоборот. Для того чтобы независимо учесть освещенность и течения, 31.07.05 и 8.08.05 были выполнены две суточные съемки зоопланктона. Эксперимент был спланирован таким образом, что во время первой суточной съемки полная вода совпадала с максимумом освещенности, а во время второй – приходилась на утренние и вечерние часы. Во время каждой суточной съемки были сделаны 7 горизонтальных протяжек протяженностью 10 м на глубинах 0, 1, 2 и 3 м. Пробоотбор осуществлялся приблизительно через каждые 3 часа и был привязан к приливно-отливному циклу. Также во время второй съемки

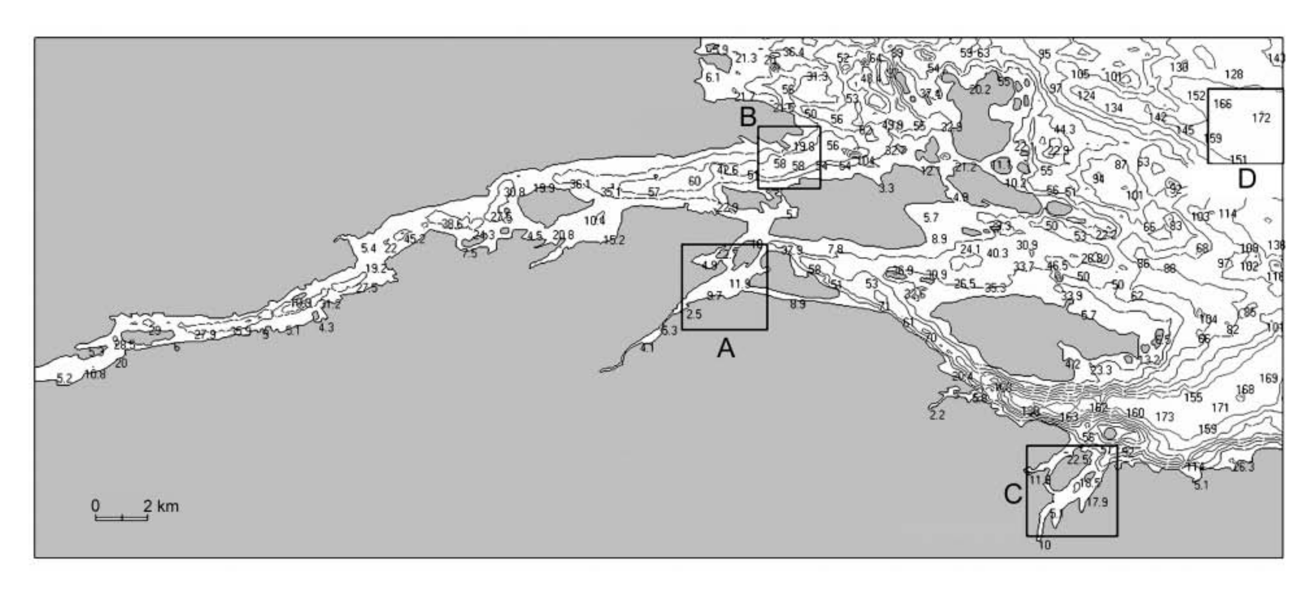


Рис. 1. Батиметрическая карта моделируемой акватории. Квадратами отмечены районы проведения исследований гидродинамики и распределения зоопланктона: A – Керетская губа; B – устьевая часть губы Чупы (Станция Д-1); C– губа Никольская; D – глубоководный район (Станция VIII).

Fig. 1. Bathimetric map of the model-based water area. Squares mark areas of exploration of hydrodinamics and zooplankton distribution: A – Keret Inlet; B – mouth part of the Chupa Inlet (Station D-1); C – Nikolskaya Inlet; D – deep-water region (Station VIII).

были сделаны вертикальные протяжки от 10 до 3 м, чтобы оценить видовое разнообразие и динамику миграций зоопланктона. Горизонтальные протяжки осуществлялись планктонной сеткой с газом № 63 и диаметром входного отверстия 25 см (площадь сетки – 0.5 м^2), вертикальные – замыкающейся сетью Джеди с газом № 63 и диаметром входного отверстия 36 см (площадь сетки – 1.0 м^2). Всего было собрано и обработано 55 проб (Мичилашвили и Примаков 2007).

Моделирование гидродинамического режима губ Чупа, Кереть и Никольская Кандалакшского залива Белого моря осуществлялось с помощью программы "CARDINAL" (Coastal Area Dynamics Investigation Algorithm) в трехмерном приближении. Для изучаемых акваторий были построены криволинейные сетки с гранично-зависимыми координатами и проведен расчет совместного влияния стокового течения и приливно-отливных колебаний (Рис. 2). Расход рек задавался постоянным в течение всего времени расчета: кут губы Чупа – 2.5 м^3/с, р. Пулоньга – 5.5 м^3/с, р. Кереть – 22.0 м^3/с, ручьи в бухте Никольская – 0.8 и 0.1 м^3/с. Приливные колебания задавались на открытой границе как смещение уровенной поверхности в метрах, определяемое по формуле:

$$\Delta h = 0.75 \cdot \sin\left(\frac{2\pi \cdot t}{3600 \cdot 12.415}\right)$$

Величина коэффициента придонного трения задавалась равной 0.0026.

В целом полученные схемы циркуляции, а также оценки скоростей периодических течений оказались близки к натурным данным (Примаков и Морозов 2006), что и позволило использовать их для расчетов переноса организмов зоопланктона по акваториям изучаемых губ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенные исследования по влиянию океанологических условий показали, что видовой состав зоопланктонного сообщества определяется в основном гидрологическим режимом акватории, а его количественное распределение зависит от гидродинамических условий. Поскольку характерной чертой гидродинамического режима изученных губ является наличие выраженной приливной составляющей, практически все группы зоопланктона, обитающие в этих районах, осуществляют суточные миграции, связанные с приливно-отливным циклом (Башмачников и Примаков 2000; Башмач-

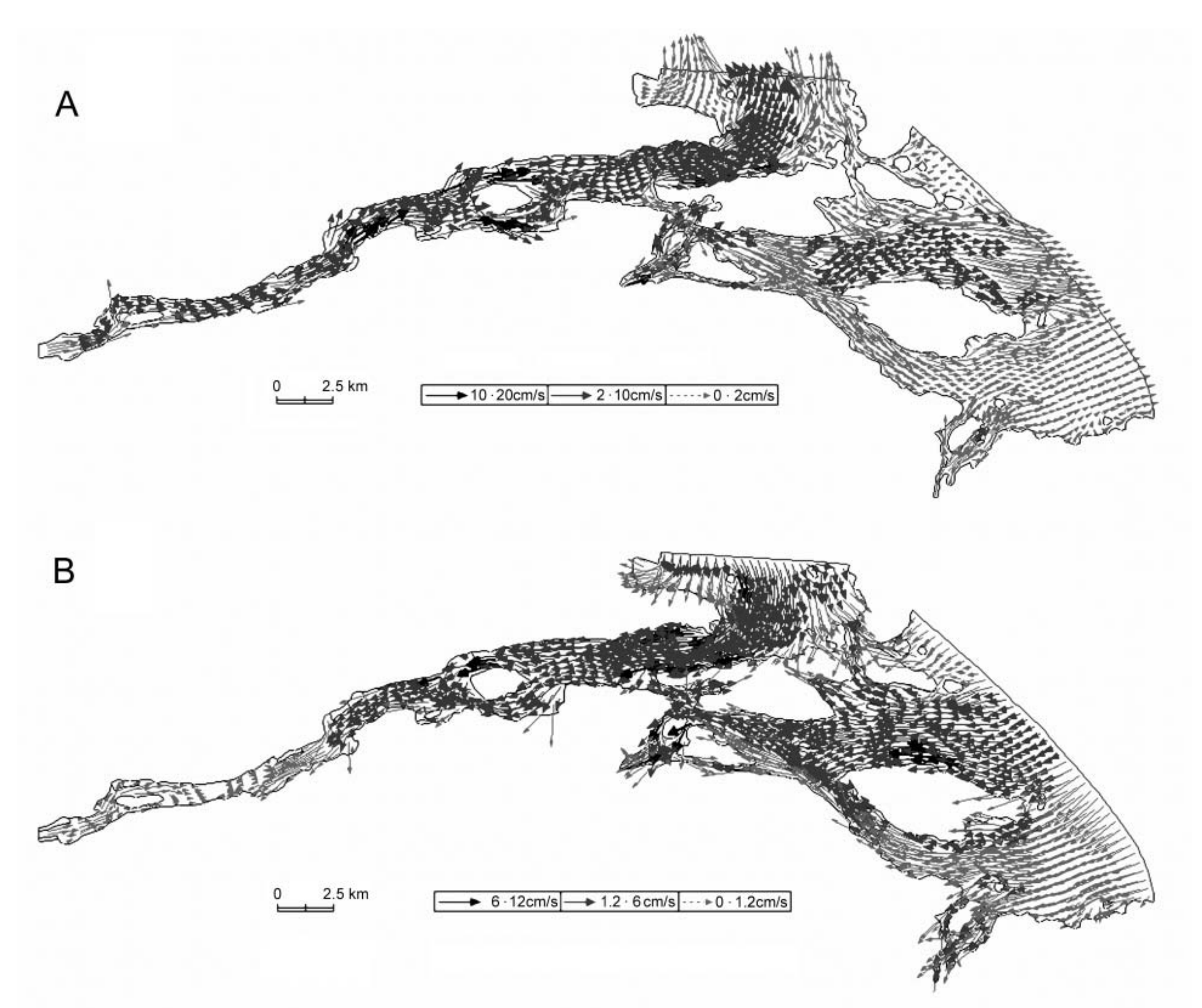


Рис. 2. Система периодических течений на изучаемой акватории: А – отлив, В – прилив (по Примаков и Морозов 2006).

Fig. 2. System of periodical currents on the explored water area: A – low tide; B – high tide (after Primakov and Morozov 2006).

ников и др. 2001; Примаков 2002). Исключением является распределение зоопланктонных организмов, находящихся в верхнем трехметровом слое (*Microsetella norvegica* (Boeck, 1864), Cladocera, науплиусы Copepoda, личинки Bivalvia и Gastropoda), где определяющим фактором является освещенность. Причем, если максимум освещенности приходится на полную воду (согласованное влияние факторов), максимальные численности планктона во всей водной толще приходятся на малую воду, а минимальные – на полную. В случае несогласованного влияния минимальные численности планктона в поверхностном слое приходятся на максимум освещенности (независимо от приливно-отливного цикла), а в лежащих глубже слоях, где влияние света ограничено, – на полную воду. Это позволяет предположить, что большинство зоопланктонных организмов, населяющих водную толщу ниже трех метров, в приливных губах осуществляет миграции ориентированные на прилив, что позволяет им сохранять постоянство своего ареала в течение необходимого времени (Мичилашвили и Примаков 2007; Примаков и др. 2007а).

Полученные результаты позволили подойти к анализу модельного переноса зоопланктона в губе Чупа. Первым вариантом расчета стало моделирование распространения личинок мидий после среднестатистического вымета при учете

влияния двух основных факторов: материкового стока рек и ручьев и правильного полусуточного прилива. Для моделирования вымета личинок были использованы данные по поселениям *Mytilus edulis* L. на литорали и сублиторали исследуемых акваторий (Герасимова 2001), а также модельные представления о репродуктивном цикле этого вида (Максимович 2004). Начальная концентрация задавалась таким образом, чтобы модельное количество примеси на акватории наиболее полно соответствовало натурным данным (Кулаковский и др. 1998; Максимович и Шилин 1990). Банки моделировались как источники примеси различной “мощности” со временем действия двое суток. “Мощность банки” рассчитывалась как отношение потенциального количества выметанных личинок (экз.) к средней производительности банки, которая принималась равной 0.5 $м^3/с$ за 172800 сек (48 часов). Личинки моделировались как пассивная неконсервативная примесь с размером зерна 0.1 мм и нейтральной плавучестью. Коэффициент неконсервативности принимался равным 0.173 $сут^{-1} = 2.0 \cdot 10^{-6}\ с^{-1}$ (Примаков и др. 2007б). Модельный расчет показал, что пятна примеси не выносятся за пределы Чупинской губы, а совершают колебательные движения под действием приливно-отливных волн в течение 20–30 дней до своего разложения (Рис. 3).

Для проверки объективности модели были использованы натурные данные по распределению планктонных личинок мидий и сельди. Эти два беломорских вида широко исследовались в качестве объекта марикультуры, в связи с чем, во второй половине XX века было накоплено большое количество данных по их биологии. Анализ собственных и литературных данных (Кулаковский и др. 1988; Примаков и др. 2006; Blaxter 1968) показал, что коэффициент элиминации личинок этих видов из планктона очень близок и равен 0.17–0.18, что соответствует уменьшению их численности в два раза каждые четверо суток. Однако время нахождения личинок на исследуемых акваториях различно. Если личинки сельди вымываются из губы Чупа примерно за неделю (Иванченко 1995), то личинки мидий остаются в губе более трех недель до своего оседания (Кулаковский и др. 1988; Максимович и Шилин 1990; Максимович 2004). Это указывает на то, что планктонные организмы, живущие на одной и той же акватории, в одинаковых гидродинамических условиях, могут иметь различные стратегии, направленные либо на вынос в открытые районы моря, либо на сохранение своего ареала обитания. Это происходит за счет использования ими разнонаправленных течений, обеспечивающих горизонтальный перенос особей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже было отмечено во введении, теории сохранения зоопланктонном своего ареала обсуждаются в литературе достаточно давно. Так, еще в 50-х годах XX века, сотрудниками Мурманской биологической станции (Камшилов 1955; Камшилов и др. 1958) было обнаружено, что в Баренцевом море прибрежный планктон, опускаясь осенью в нижние слои воды, как бы скатывается с мелководий на глубины. Кашкин (1962) показал, что и для других районов Северной Атлантики исчезновение зимующего фонда *Calanus finmarchicus* (Gunnerus, 1770) с мелководий связано, прежде всего, с его сносом вместе с холодными придонными водами на большие глубины и оказывается одним из этапов его сезонной миграции. Например, часть популяции калянуса, опустившаяся к западу от Фарреро–Шетландско–Исландского порога, с дрейфом промежуточных и глубинных вод выносится в океан в южном направлении. Весной появившаяся в поверхностных слоях молодь вновь сносится поверхностными течениями на северные мелководья. Кашкин (1962), подробно разобрав возможные направления дрейфа, показал, что сезонные миграции *C. finmarchicus* способствуют сохранению его популяции в определенной акватории, так же как это было показано ранее для многих видов антарктического планктона (Mackintosh 1937) и некоторых животных в других районах океана (Bruun 1958; Frassetto et al. 1962). Причем, как подчеркивает Кашкин, в Северной Атлантике *C. finmarchicus* встречается только там, где существует система противоположно направленных поверхностных и глубинных течений.

Подобная ситуация наблюдается и в Белом море у *Calanus glacialis* Jashnov, 1955. Рассмотрим подробнее различия в распределении отдельных стадий *C. glacialis* по акватории Кандалакшского залива в летне-осенний сезон (Рис. 4).

Из рисунка видно, что наибольших величин плотности науплиальные стадии достигают в губе

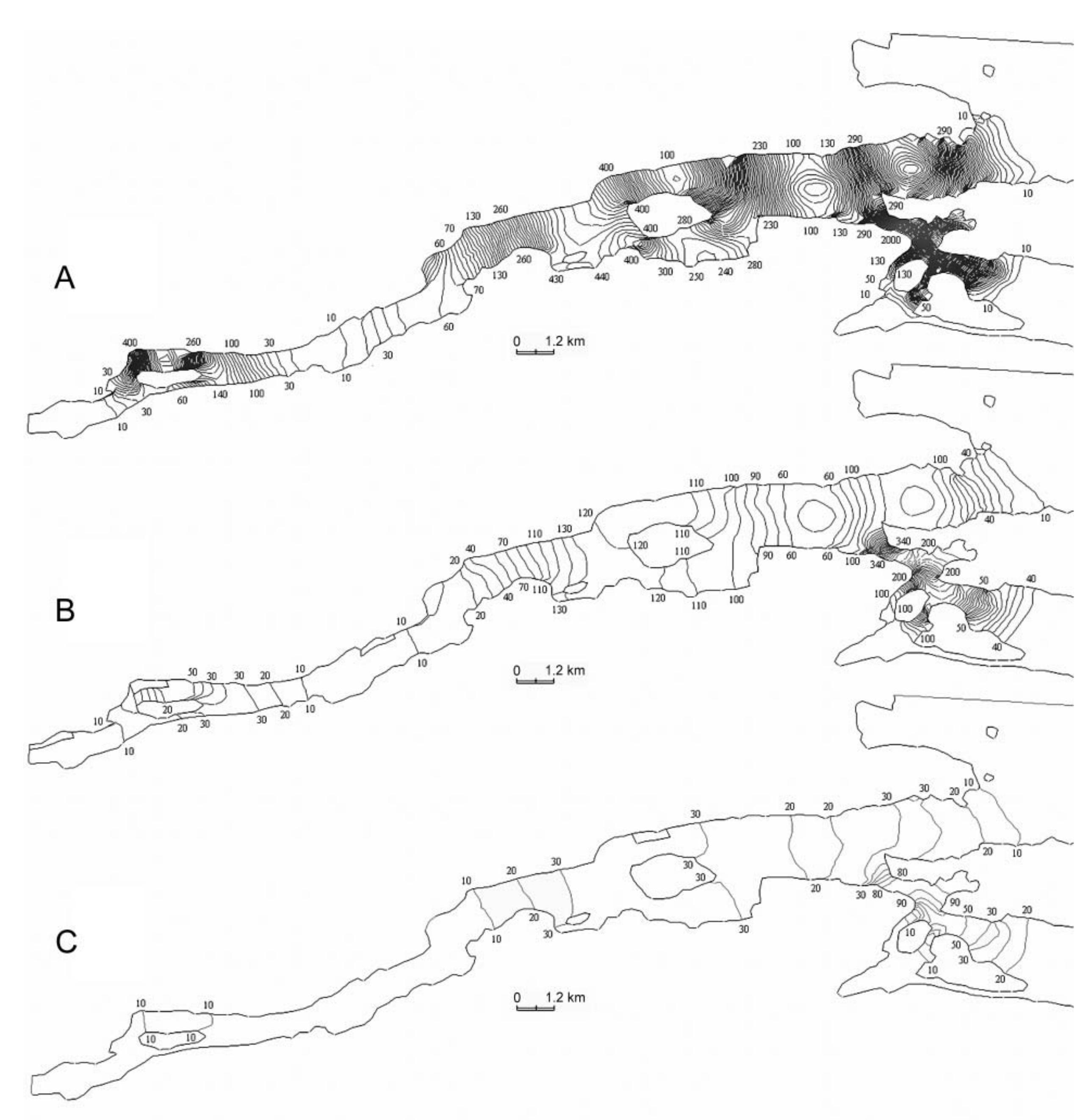


Рис. 3. Изолинии концентрации личинок (экз./м^3): А – первая неделя; В – вторая неделя; С – третья неделя (Примаков и др. 2007б, с изменениями).

Fig. 3. Isolines of larvae concentration (specimens per м^3): A – first week, B – second week, C – third week (after Primakov et al. 2007b, with changes).

Никольская, глубины в которой не превышают 25 м. Однако копеподитные стадии встречаются там лишь в единичных экземплярах. На станции Д-1 в массе представлены науплиусы (горизонт преимущественного местообитания 0–25 м) и копеподиты младших возрастов, встречающиеся от поверхности до дна. На глубоководной станции VIII наиболее многочислены особи на старших копеподитных стадиях, занимающие горизонты ниже 50 м. Это свидетельствует в пользу того, что

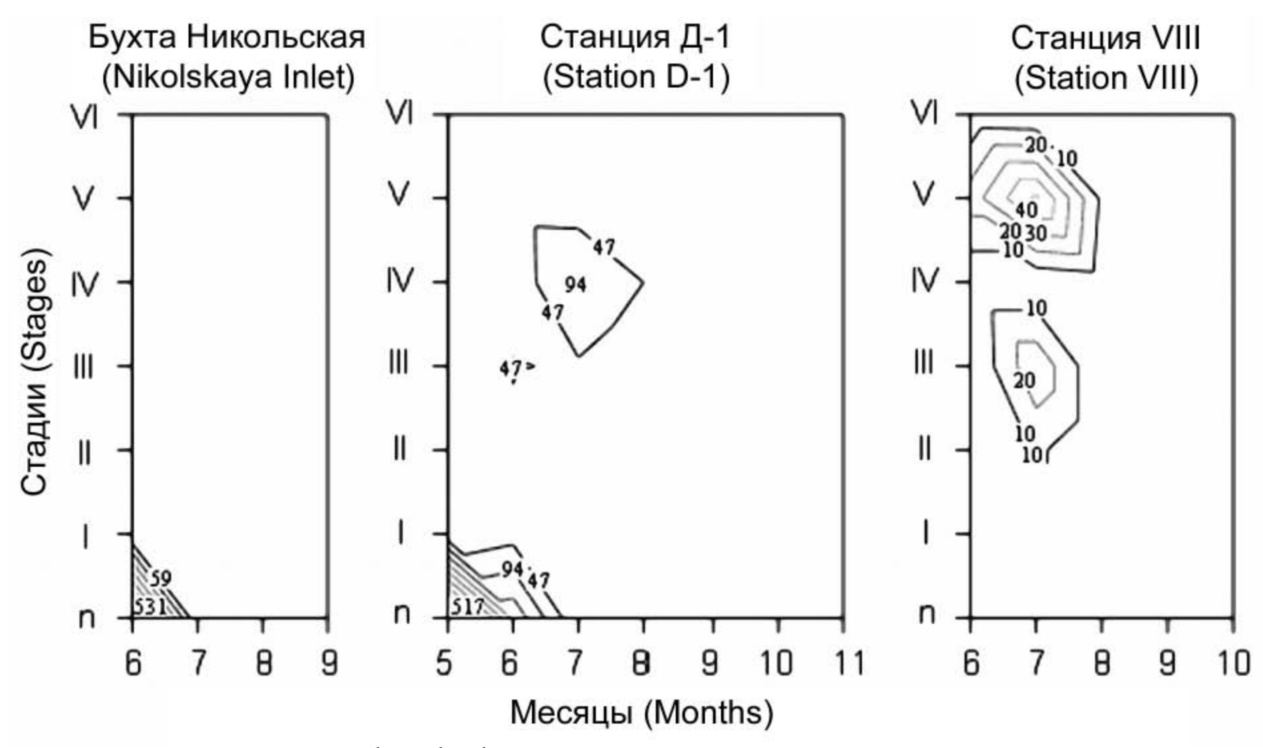


Рис. 4. Распределение стадий *Calanus glacialis* в разных районах Кандалакшского залива Белого моря (Примаков 2002).

Fig. 4. Distribution of stages of *Calanus glacialis* in different regions of the Kandalaksha Bay of the White Sea (after Primakov 2002, with changes).

размножение *Calanus glacialis* происходит в верхних прогретых слоях воды, после чего, по мере роста, особи осуществляют миграции в холодные горизонты и старшие копеподиты в летне-осенний период встречаются в основном на глубинах более 50 м.

Схожими онтогенетическими миграциями обладает и другой арктический вид *Pseudocalanus minutus* (Kröyer, 1848) (Рис. 5). Анализ сезонных вертикальных миграций показывает, что по мере прогревания верхних слоев воды старшие копеподитные стадии (III–V) мигрируют в более глубокие горизонты. Младшие же копеподитные стадии в течение всего года держатся недалеко от поверхности. Наличие таких миграций и различия в реакции на изменения температуры между младшими и старшими стадиями развития подтверждается многими исследователями для регионов с четко выраженной сезонностью климата (Corkett and McLaren 1978; Перцова 1981). Это также подтверждается и нашими исследованиями, проведенными в закрытых губах и на открытых акваториях залива. Науплиусы и копеподиты I–III стадий наиболее многочисленны в губе Никольская и на станции Д-1. На ст. VIII науплиусы и младшие копеподиты представлены в гораздо меньшей степени, чем особи на III–V стадиях. Преобладание последних объясняется миграцией особей старших возрастов из прибрежных, более прогреваемых районов.

Таким образом, холодноводные виды в конце лета в период максимального прогрева вод покидают районы с глубинами меньше 35–40 м и уже с сентября концентрируется в глубоководных районах моря на глубинах свыше 100–200 м, совершая регулярные суточные вертикальные миграции (Кособокова и Перцова 1990; Перцова 1980). Однако весной науплиусы этих видов в массе появляются в мелководных губах, где активно питаются, вырастают до старших копеподитных стадий, а затем вновь как бы скатываются с мелководий на глубину, где и образуют зимующий фонд. Такой горизонтальный перенос беломорских зоопланктеров может осуществляться только за счет использования приливно-отливных и компенсационных течений, поскольку стоковые

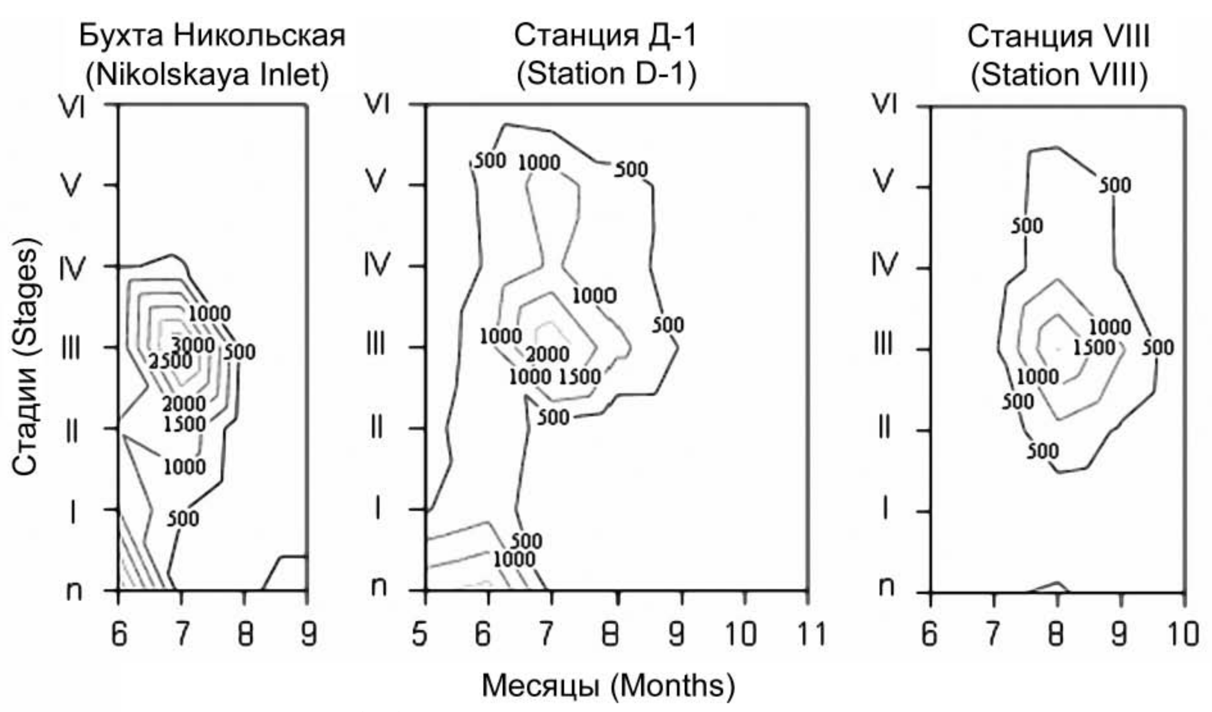


Рис. 5. Распределение стадий *Pseudocalanus minutus* в разных районах Кандалакшского залива Белого моря (Примаков 2002).

Fig. 5. Distribution of stages of *Pseudocalanus minutus* in different regions of the Kandalaksha Bay of the White Sea (after Primakov 2002, with changes).

течения всегда направлены из вершин губ в открытые районы моря. Этому способствует наличие у копепод достаточно сложного поведения, позволяющего не только удерживаться в определенных слоях воды, но и активно поддерживать микроскопления и противодействовать процессам турбулентной диффузии. Как показывает в своих работах Пионтковский (1977, 1978, 1985), для веслоногих ракообразных радиусы локомоторной активности особей исчисляются десятками и сотнями метров. Таким образом, локомоция копепод может рассматриваться как биотический фактор, влияющий на их микрораспределение.

Наличие достаточно сложных поведенческих актов у копепод неразрывно связано с восприятием и обработкой поступающей из окружающей среды информации. Эффективность этого процесса существенно зависит от сенсорного оснащения. Наиболее обстоятельные исследования сенсорных органов копепод, конкретизация терминов и понятий выполнены Ваупель-Клейном (Vaupel Klein 1982). Он указывает, что с учетом всех имеющихся описаний интегументальных органов их насчитывается около 20 типов. На основе анатомического анализа показана узкая специализация функций отдельных органов, проявляющаяся уже в пределах одного класса. Так, среди трех видов сенсилл, которые являются механорецепторами, сенсиллы-углубления наиболее приспособлены для восприятия давления, а волосковидные сенсиллы – для восприятия скорости и направления течения.

Это еще раз подтверждает возможность выбора зоопланктонными организмами потоков и течений, нахождение в которых обеспечивает им выживание. Таким образом, при изучении распределения и миграций зоопланктонных организмов в приливных морях, необходимо осуществлять привязку не только ко времени суток, как это делалось в большинстве классических работ (Богоров 1941, 1948; Виноградов 1968; Рудяков 1986), но и обязательно к фазе приливно-отливного цикла.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность О.Ф. Иванченко (Зоологический институт РАН), А.В. Герасимовой и Н.В. Максимовичу (СПбГУ) за предостав-

ленные материалы и консультации, а также благодарит Е.А. Морозова за численную реализацию гидродинамической модели.

ЛИТЕРАТУРА

Башмачников И.Л. и Примаков И.М. 2000. Суточная динамика численности зоопланктона в связи с изменениями гидрологических параметров в губе Никольская. Тезисы докладов VIII ежегодной научной конференции “XXI век: молодежь, экология, ноосфера и устойчивое развитие” (27 января 2000 г., С.-Петербург). С.-Петербург: 9–10.

Башмачников И.Л., Иванова Н.И. и Примаков И.М. 2001. Влияние гидрологических условий на распределение зоопланктона Керетской губы (Кандалакшский залив, Белое море). Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем. Тезисы докладов. Апатиты: 27–28.

Богоров В.Г. 1941. Суточное вертикальное распределение зоопланктона в полярных условиях (в Белом море). *Труды ПИНРО,* **7**: 287–305.

Богоров В.Г. 1948. Вертикальное распределение зоопланктона и вертикальное расчленение вод океана. *Труды Института океанологии АН СССР*, **2**: 43–59.

Виноградов М.Е. 1968. *Вертикальное распределение океанического зоопланктона*. Издательство “Наука”, Москва, 320 с.

Герасимова А.В. 2001. Пространственно-временная организация поселений двустворчатых моллюсков губы Чупа Белого моря. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Зоологический институт РАН, С-Петербург, 305 с.

Иванченко О.Ф. 1995. Распределение личинок беломорской сельди (*Clupea pallasi maris albi* Berg) в юго-восточной части Кандалакшского залива и анализ некоторых факторов, определяющих их численность. С. 20–23 в кн.: А.П. Алексеев и др. (Ред.). Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. С.-Петербург: 20–23.

Камшилов М.М. 1955. Материалы по биологии *Calanus finmarchicus* Gunner Баренцева и Белого морей. *Труды Мурманской биологической станции АН СССР*, **2**: 62–86.

Камшилов М.М., Зеликман Э.А. и Роухияйнен М.И. 1958. Планктон прибрежья Мурмана. С. 59–101 в кн.: М.М. Камшилов (Ред.). Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана и их связь с биологическими, гидрологическими и гидрохимическими процессами. Издательство АН СССР, Москва и Ленинград.

Кашкин Н.И. 1962. О приспособительном значении сезонных миграций *Calanus finmarchicus* (Gunnerus, 1770). *Зоологический журнал*, **41**: 342–357.

Кособокова К.Н. и Перцова Н.М. 1990. Биология арктической копеподы *Calanus glacialis* в Белом море. С. 57–71 в кн.: Г.Е. Михайловский (Ред.). Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря. Институт океанологии АН СССР, Москва.

Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л., Миничев Ю.С. и Максимович Н.В. 1988. Распределение личинок мидий (*Mytilus edulis* L.) в губе Чупа Кандалакшского залива в связи с развитием мидиевой марикультуры на Белом море. С. 83–88 в кн.: О.А. Скарлато (Ред.). Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. Зоологический институт АНСССР, Ленинград.

Максимович Н.В. 2004. О закономерностях организации популяций морских двустворчатых моллюсков. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Зоологический институт РАН, С-Петербург, 46 с.

Максимович Н.В. и Шилин М.Б. 1990. Распределение и динамика численности личинок массовых видов моллюсков в губе Чупа (Белое море). С. 83–91 В кн.: Г.Е. Михайловский (Ред.). Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря. Институт океанологии АН СССР, Москва.

Мичилашвили О.А. и Примаков И.М. 2007. Зависимость распределения зоопланктона от освещенности и приливно-отливного режима. VIII научная сессия морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2007 г.). Санкт-Петербургский государственный университет, С.-Петербург: 27–28.

Перцова Н.М. 1980. Распределение зоопланктона в Бассейне и Кандалакшском заливе Белого моря. *Труды Беломорской биологической станции МГУ*. Издательство Московского государственного университета, Москва: 49–68.

Перцова Н.М. 1981. Количество генераций и их продолжительность у *Pseudocalanus elongatus* (Copepoda, Calanoida) в Белом море. *Зоологический журнал*, **60**: 673–684.

Пионтковский С.А. 1977. Поведение жертвы в системе “хищник-жертва” на примере морских копепод. *Биология моря*, **42**: 7–11.

Пионтковский С.А. 1978. Этологические аспекты питания морских копепод. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Институт биологии южных морей АНСССР, Севастополь, 23 с.

Пионтковский С.А. 1985. *Экология поведения веслоногих ракообразных*. Издательство “Наукова думка”, Киев, 116 с.

Примаков И.М. [Primakov I.M.] 2002. Особенности распределения и жизненные циклы массовых форм зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря. Автореферат диссертации на соискание ученой сте-

пени кандидата биологических наук. Зоологический институт РАН, С-Петербург, 24 с.

Примаков И.М., Лезин П.А., Иванов М.В. и Кулаковский Э.Е. 2006. *Пути оптимизации марикультуры мидий в Белом море*. Издательство "КМК", Москва, 72 с.

Примаков И.М. [Primakov I.M.] и Морозов Е.А. [Morozov E.A.] 2006. Моделирование гидродинамических процессов в некоторых губах Карельского берега Кандалакшского залива. *Вестник Санкт-Петербургского Университета*, **3**: 68–73.

Примаков И.М., Ласовецкая О.А. и Морозов Е.А. 2007а. Влияние гидродинамики на пространственное распределение беломорского зоопланктона. Материалы II Международной конференции «Экологические исследования беломорских организмов» (18–22 июля 2007 г, С.-Петербург). Зоологический институт РАН, С-Петербург: 100–103.

Примаков И.М. [Primakov I.M.], Морозов Е.А. [Morozov E.A.] и Хаймина О.В. [Khaymina O.A.] 2007б. Некоторые результаты моделирования переноса личинок мидий в губе Чупа Белого моря. С. 205–208 в кн.: Зеленков и др. (Ред.). Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск.

Рудяков Ю.А. 1986. *Динамика вертикального распределения пелагических животных*. Издательство "Наука", Москва, 136 с.

Blaxter J.H.S. 1968. Rearing herring larvae to metamorphosis and beyond. *Journal of Marine Biology Association UK*, **48**: 17–28.

Bruun A.F. 1958. On the restricted distribution of two deep-sea fishes *Borophryne apogon* and *Stomias colubrinus*. *Journal of Marine Research,* **17**: 103–112.

Corkett C.J. and McLaren J.A. 1978. The biology of *Pseudocalanus*. *Advances in Marine Biology*, **15**: 1–231.

Fraser F.C. 1936. On the development and distribution of the young stages of krill (*Euphausia superba*). *Discovery Report*, **14**: 1–192.

Frassetto R., Backus R.H. and Hays E. 1962. Sound-scattering layers and their relation to thermal structure in the Strait of Gibraltar. *Deep-Sea Research*, **9**: 69–72.

Grindley I.R. 1964. Effect of low salinity water on the vertical migration of estuarine plankton. *Nature*, **203**: 781–782.

Hardy A.C. 1953. Some problems of pelagic life. Pp. 101–121 in: S.M. Marshall (Ed.). Essays in Marine Biology. Being the Richard Elmhirst Memorial Lectures. Oliver and Boyd, Edinburgh and London.

Hardy A.C. and Gunther E.R. 1935. The plankton of the South Georgia whaling ground and adjacent waters 1926–1927. *Discovery Report*, **11**: 1–456.

Hill A.E. 1991. A mechanism for horizontal zooplankton transport by vertical migration in tidal currents. *Marine Biology*, **111**: 485–492.

Hill A.E. 1995. The kinematical principles governing horizontal transport induced by vertical migration in tidal flows. *Journal of Marine Biology Association UK*, **75**: 3–13.

Hill A.E. 1998. Diel vertical migration in stratified tidal flows: Implications for plankton dispersal. *Journal of Marine Research*, **56**: 1069–1096.

Kimmerer W.J., Burau J.R. and Bennett W.A. 1998. Tidally oriented vertical migration and position maintenance of zooplankton in a temperate estuary. *Limnology and Oceanography*, **43**: 1697–1709.

Kimmerer W.J. and McKinnon A.D. 1987. Zooplankton in a marine bay. II. Vertical migration to a maintain horizontal distributions. *Marine Ecology Progress Series*, **41**: 53–60.

Mackintosh N.A. 1937. The seasonal circulation of the Antarctic macroplankton. *Discovery Report*, **16**: 365–412.

Ommaney F.D. 1936. *Rhincalanus gigas* (Brady) a Copepod of the southern macroplankton. *Discovery Report*, **13**: 277–384.

Sewell S. 1948. The free-swimming planktonic Copepoda. Geographical distribution. John Murray expedition 1933–1934. *Science Report*, **8**: 317–592.

Vaupel Klein J.C. von. 1982. Structure of integumental perforations in the *Euchirella messinensis* female (Crustacea, Copepoda, Calanoida). *Netherlands Journal of Zoology*, **32**: 374–394.

Представлена 25 июня 2008; принята 27 августа 2008.